

紫花苜蓿耐盐、抗旱生理机制研究进展

包爱科, 杜宝强, 王锁民

(兰州大学草地农业科技学院, 甘肃 兰州 730020)

摘要:紫花苜蓿(*Medicago sativa*)在我国西北干旱半干旱地区的农牧业生产和生态环境建设中发挥了重要作用。本研究综述和讨论了国内外学者近年来在紫花苜蓿适应盐和干旱环境的生理机制及其耐盐性和抗旱性评价方面的研究成果,旨在为紫花苜蓿耐盐性和抗旱性的改良提供参考。

关键词:紫花苜蓿;耐盐性;抗旱性

中图分类号:Q945.7;S541⁺.103.4

文献标识码:A

文章编号:1001-0629(2011)09-1700-06

*¹ 紫花苜蓿(*Medicago sativa*)素有“牧草之王”的美称,是世界上利用最早、栽培最广的一种优良豆科牧草^[1]。在我国西北地区,紫花苜蓿种植面积占该地区全部栽培草地面积的80%左右,对当地农牧业发展和生态环境建设作出了重要贡献^[2]。然而,我国西北地区日益加剧的干旱和土地盐渍化已使紫花苜蓿的种植面积减少,并对其产量构成了严重威胁。对紫花苜蓿适应盐和干旱的生理机制展开系统研究,将为培育优良的耐盐抗旱品种、提高西北干旱半干旱地区紫花苜蓿栽培草地产量具有重要意义。本研究主要对近年来紫花苜蓿抗盐和干旱的生理机制及其抗性评价等方面的主要研究成果进行概述。

1 紫花苜蓿的耐盐生理研究

1.1 有机渗透调节与苜蓿的耐盐性

在盐胁迫下许多植物表现出游离脯氨酸大量积累的现象^[3],但对于盐胁迫下植物积累脯氨酸的生理意义仍存在分歧。目前普遍认为脯氨酸的积累可以增加植物对渗透胁迫的耐受性^[4]。研究表明,在相同胁迫条件下,耐盐苜蓿细胞系脯氨酸含量比敏盐苜蓿高;并从耐盐苜蓿中筛选到一个与细胞壁中脯氨酸密切相关的基因PA9,该基因仅在苜蓿根中表达,在叶中并未发现;在盐胁迫或外源脱落酸(ABA)处理下,PA9基因在耐盐植株与敏盐植株中的转录水平都有所增加,但在耐盐苜蓿中增加的更多^[5]。PCR扩增表明,耐盐和敏盐苜蓿细胞系中都存在该基因片段,但Southern杂交表明它在耐盐系列中存在多个拷贝,而在敏盐系列中却只有一个^[6]。杨跃震等^[7]的研究也发现,盐胁迫下紫花苜蓿各组织中积累大量脯氨酸,其含量为叶>茎>根,且外源

ABA能显著提高各组织中脯氨酸的含量,并增强植株的耐盐性。此外,桂枝等^[8-9]的研究表明,在不同盐浓度下,紫花苜蓿耐盐品种体内的脯氨酸含量显著高于敏盐品种;随着盐浓度的增大,不同品种中游离脯氨酸含量均出现2个峰值,但敏盐品种中游离脯氨酸含量的2个峰值均显著低于耐盐品种。因此,盐胁迫可以诱导其体内脯氨酸含量增加,而且脯氨酸可以作为渗透调节物质来提高紫花苜蓿对盐胁迫的耐受性,特别是ABA可能对该过程具有调控作用,但其具体的信号途径还有待于进一步研究。

除积累游离脯氨酸外,有研究发现在盐胁迫下,紫花苜蓿体内的可溶性糖^[10]和甜菜碱含量^[11]显著升高,且与品种的耐盐性呈正相关关系。但其相关机制还不清楚。

1.2 拒Na⁺能力与苜蓿的耐盐性

研究表明,和大多数甜土植物一样,紫花苜蓿属于拒Na⁺植物,而且其拒Na⁺能力与耐盐性密切相关^[12]。盐胁迫下,虽然各紫花苜蓿品种地上部Na⁺含量都有所上升,但与耐盐品种相比,敏盐品种地上部Na⁺含量更高^[13]。地上部较高的Na⁺/K⁺是造成紫花苜蓿盐害的主要原因^[14],Bao等^[2]研究表明,地上部Na⁺/K⁺与品种的耐盐性呈负相关关系。因此,在盐胁迫下维持较低的Na⁺/K⁺有助于减轻盐分对

收稿日期:2011-05-19 接受日期:2011-07-19
基金项目:甘肃省农业生物技术研究与开发项目(GNSW-2010-11);国家自然科学基金(31072073);教育部博士学科点专项科研基金(20090211110001);中央高校基本科研业务费专项资金(lzujbky-2009-2)
作者简介:包爱科(1980-),男,甘肃岷县人,讲师,博士,主要从事牧草逆境生理与分子生物学研究。
E-mail:baoaik@lzu.edu.cn
通信作者:王锁民 E-mail:smwang@lzu.edu.cn

紫花苜蓿植株,特别是其地上部的伤害,从而维持其正常生长。

1.3 抗氧化能力与苜蓿的耐盐性 在逆境胁迫条件下,低浓度的活性氧(reactive oxygen species, ROS)是植物体内的一类适应信号分子,但当 ROS 积累到高浓度时就能造成植物的过氧化伤害,甚至细胞的死亡^[15]。这可能是因为 ROS 一方面能与 DNA 发生反应,引起核苷酸的修饰从而使 DNA 发生降解;另一方面,它们还能通过改变蛋白质和不饱和脂肪酸的特性,造成细胞膜的膜脂过氧化,破坏细胞膜的结构^[14]。植物体内的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)以及过氧化物酶(POD)等酶促系统对清除 ROS 至关重要,有研究^[16]表明,在不同浓度盐的胁迫下,紫花苜蓿叶片的 SOD 酶的活性随着盐浓度的升高而增强,但当盐浓度超过一定值(100 mmol/L)时,SOD 活性减弱。这说明 SOD 参与了紫花苜蓿对一定程度盐胁迫的响应,但盐胁迫强度过大,会使酶活性下降,从而对植物造成伤害。

1.4 苜蓿的耐盐性与光合作用 非生物胁迫(比如盐或干旱)往往造成植物生物量的下降,而生物量的改变主要取决于光合作用的变化,因此非生物胁迫下植物能否保持较高的光合效率往往与其抗逆性密切相关^[17]。Winicov 和 Bastola^[18]发现,相比敏盐细胞系,盐胁迫下耐盐紫花苜蓿系列中叶绿体 DNA 的拷贝数增加了 50%,叶绿素含量也显著增加,叶绿体中参与光合作用的基因(psbA, psbD, psbB, atpB, rbcL)以及细胞核中参与光合作用的基因(Pcab4, Pcab, rbcS)的转录水平都不同程度地上升;通过核连缀转录分析(run-on transcription assays)发现一些光合作用相关基因(如 1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶的大小亚基基因 rbcL 和 rbcS)的 mRNA 水平增加既与这些基因转录水平的上升有关,同时也与盐胁迫下 mRNA 的稳定性加强有关。此外,盐胁迫下,耐盐品种具有更高的叶绿素含量^[11,19]。可见光合作用的加强与紫花苜蓿耐盐性强弱有着密切的关系。

2 紫花苜蓿的抗旱生理研究

2.1 渗透调节与苜蓿的抗旱性 游离脯氨酸可作为植物的渗透调节剂,参与紫花苜蓿渗透调节。

李波等^[20]在人工模拟干旱胁迫条件(PEG 胁迫)下,研究了干旱胁迫对 4 个紫花苜蓿品种游离脯氨酸积累量的影响,结果发现 4 个品种在不同渗透胁迫下、一定时间范围内都有游离脯氨酸的积累,而且均在 20% PEG 溶液中 48 h 内的积累量最多。田福平等^[21]对 9 个紫花苜蓿品种在黄土高原丘陵沟壑大田干旱条件下的研究表明,干旱胁迫下紫花苜蓿体内游离脯氨酸大量积累,并与含水量和生物量有相关性。以上结果说明紫花苜蓿的抗旱性可能与干旱胁迫下其体内游离脯氨酸的积累量密切相关。也有研究表明,干旱胁迫下抗旱性强的苜蓿体内的脯氨酸积累量少于抗旱性弱的品种,并且抗旱性较强的苜蓿游离脯氨酸积累的敏感性差,但持续积累时间长,说明脯氨酸积累的整个过程可能就是紫花苜蓿不断适应干旱的过程^[22]。此外,在轻度水分胁迫时,苜蓿根瘤组织中还可积累较多脯氨酸,从而保护苜蓿根瘤代谢酶和结构蛋白免受水分胁迫的破坏,减轻干旱对植物组织的危害程度^[23]。另外,赵金梅等^[24]发现,水分胁迫下 4 个苜蓿品种的甜菜碱含量和甜菜碱醛脱氢酶活性均明显增加,但各品种间差异显著,甜菜碱积累量与品种的抗旱性呈正相关关系。除积累脯氨酸和甜菜碱等有机渗透调节物质以外,干旱胁迫下紫花苜蓿还可以通过吸收 K^+ 来进行渗透调节。干旱条件下紫花苜蓿植株中 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 和 Zn^{2+} 等二价离子含量减少,但 K^+ 含量却显著增加^[25]。进一步发现 K^+ 在紫花苜蓿适应水分胁迫中有着重要作用,且在紫花苜蓿不同部位的积累量不同,其中花序要高于叶;有趣的是,在干旱胁迫下,紫花苜蓿不同部位的 K^+ 含量与脯氨酸含量呈负相关关系,说明 K^+ 与脯氨酸在紫花苜蓿响应干旱胁迫过程中存在某种互补关系^[26]。

2.2 抗氧化能力与苜蓿的抗旱性 干旱胁迫下,苜蓿叶片 SOD 和 POD 活性增高、抗氧化物类胡萝卜素和抗坏血酸含量增加,抗旱品种抗氧化酶促系统与非酶促系统内部协调性强^[27]。用 PEG 对紫花苜蓿进行渗透胁迫,发现紫花苜蓿体内 SOD 活性在 PEG 胁迫 1 d 后升高,3 d 后开始下降,并且下降幅度随着胁迫的增强而加大;POD 活性在轻度胁迫下随胁迫时间的延长而提高,重度胁迫 1 d 后达到最大,5 d 后显著下降;而在轻度和重度胁迫下

CAT 活性均随胁迫时间延长呈持续下降态势^[28]。这说明外界胁迫对于植物细胞清除活性氧的能力可能有一个阈值,当胁迫强度在阈值之内,植株能够通过提高保护酶活性,有效清除自由基伤害,当胁迫强度超过这个阈值,保护酶活性就会下降。然而,在大田自然干旱条件下,随着干旱程度的加深,苜蓿叶片 POD 酶活性呈现先下降后上升的趋势,而 CAT 酶活性呈现上升趋势^[29],这与 PEG 模拟渗透胁迫的结果不太吻合,说明苜蓿的抗氧化系统可能对 PEG 渗透胁迫和自然干旱有不同的反应。

周瑞莲等^[30]用 PEG 溶液对不同抗旱性苜蓿进行胁迫发现,相比抗旱性弱的水西苜蓿,抗旱性强的定西苜蓿叶中 SOD 对干旱较为敏感,其活性在胁迫后迅速升高;所有品种叶中 CAT 活性随 PEG 胁迫浓度增加而升高,但抗旱性较强的定西苜蓿增幅最大。进一步分析发现不同苜蓿品种抗旱性的强弱主要取决于叶中 POD 同工酶活性、CAT 同工酶谱,以及根中 POD 同工酶新增谱带和 CAT 同工酶谱的稳定性^[31]。但也有研究认为,苜蓿抗旱性特性只与 POD 活性相关,与同工酶谱带数并无直接关系^[32]。

2.3 苜蓿的抗旱性与光合作用 与其他牧草相比,紫花苜蓿的光合作用和呼吸作用受干旱胁迫的影响相对较小,通常在土壤含水量为田间最大持水量的 35% 以下时,大多数紫花苜蓿的光合速率与呼吸速率才会出现显著下降,而多年生黑麦草 (*Lolium perenne*) 和红三叶 (*Trifolium pratense*) 的光合作用在土壤含水量为土壤最大含水量的 45% ~ 55% 时就会受到影响^[33]。最新研究显示^[34],不同紫花苜蓿品种在旱作条件下光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 和气孔导度 (G_s) 的日变化均存在差异。干旱胁迫使紫花苜蓿 P_n 、 T_r 、 G_s 以及叶绿素含量 (Chl) 不同程度下降,叶绿体超微结构遭到破坏;但随着干旱胁迫程度的加重,抗旱性强的品种的 P_n 比抗旱性弱的品种下降较慢,叶绿体超微结构受到的破坏也较小,从而使其能够在干旱条件下生长的更好^[35]。

2.4 内源激素与苜蓿的抗旱性 在正常条件下,植物依靠其体内各种激素间的相互协调来保证正常的代谢和生长发育,当植物遭受到一定限度的胁迫后,体内各种内源激素水平的平衡就会发生改变,从而调节其生理机能和生长节律,以适应不利环

境^[36]。目前,关于内源激素与紫花苜蓿抗旱性的关系的研究大多集中在 ABA 上。张志胜和赵世绪^[37]用 PEG 对抗旱苜蓿愈伤组织进行渗透胁迫,发现愈伤组织中产生了大量 ABA,且渗透胁迫强度越大,ABA 积累量越多。Ivanova 等^[38]通过观察不同基因型苜蓿在干旱胁迫下叶片中 ABA 水平变化规律指出,在受到干旱胁迫时,叶片 ABA 含量以及维持高水平 ABA 的时间因苜蓿基因型的不同而存在差异。韩瑞宏等^[39]发现,干旱胁迫下 ABA 含量在不同紫花苜蓿品种中均呈上升趋势,但在抗旱性强的品种中上升幅度大于抗旱性弱的品种。这些研究结果说明,ABA 在调控紫花苜蓿适应干旱过程中起着重要作用。

3 紫花苜蓿耐盐性和抗旱性评价

大量研究表明,不同紫花苜蓿品种的耐盐、抗旱性差异很大,评价不同品种的抗逆性,一直是育种学家挖掘和培育抗性品种的常用手段^[12]。

在植物耐盐性评价中首先要考虑的问题就是选择合适的评价时期。早在 1958 年, Bernstein 和 Hayward^[40]就提出耐盐性评价应该选在植物对盐分最为敏感的阶段进行。在种子萌发期和幼苗期,紫花苜蓿对盐胁迫较成株期更为敏感^[41],因而在早期进行耐盐性评价似乎更为合理。关于苜蓿种子萌发期耐盐性评价已有大量报道^[42-43]。然而有研究表明某些植物的种子萌发期和苗期耐盐性并无直接的相关性,其中包括紫花苜蓿,这是由于植物幼苗建植期对非生物胁迫极为敏感,往往导致建植失败,对后期产量形成造成很大影响^[41],因此有人认为在幼苗期评价紫花苜蓿耐盐性可能更加可靠。目前国内外也有一些关于紫花苜蓿苗期评价的成功报道,取得了很好的效果^[41,44-45]。在早期的苜蓿苗期耐盐性评价中,最常用的评价指标往往是农艺学指标,包括株高、生物量、根长和分枝数等^[41,45]。这些指标其实是植物体内生理生化过程响应盐分胁迫的集中体现,虽然使用时代表性好、容易测定,但在实际测定过程中易受其他环境因素的干扰,从而影响评价结果的准确性^[2,12]。因此近年来,一些生理指标逐渐被应用到紫花苜蓿的耐盐性评价中,其中公认的指标包括脯氨酸含量^[9,46]、抗氧化酶^[8]、膜透性和 MDA 含量^[16]以及 K^+ / Na^+ 等^[14,47]。但是,由于植

物的耐盐性是一个十分复杂的机制,仅用某几个生理指标很难全面反映其耐盐性。因此,选取细胞膜透性、地上部 K^+/Na^+ 、MDA 含量和地上部生物量对西北地区种植的 5 个紫花苜蓿品种通过隶属函数法进行了综合评价,筛选出耐盐品种,并建立了一套简便有效的评价体系^[2]。

在紫花苜蓿抗旱性评价方面,现有的研究大都集中在苗期进行,传统的评价多采用大量的农艺学指标^[48],鉴于这些指标存在诸多不足,近年来对于生理指标也进行了很多研究,已经公认可以用于苜蓿抗旱性评价的生理指标主要有膜透性^[27,49]、叶片相对含水量^[50]、渗透势和抗氧化酶^[27]等。但植物的抗旱机制也非常复杂,仅通过某几个生理指标进行评价往往导致片面的结果,因此同样需要多指标的综合评价。相对耐盐性评价而言,有关紫花苜蓿抗旱性综合评价的研究进行的较早、也较多,涉及到很多评判方法:陶玲^[51]使用 21 个抗旱指标对 14 个紫花苜蓿品种进行了系统聚类;宋淑明^[52]在评价紫花苜蓿抗旱性时采用了隶属函数法;韩瑞宏等^[53]将 17 个差异显著的抗旱指标归纳成株型因子、根系因子、生物量因子和胁迫指数因子 4 个主成分,然后对 10 个紫花苜蓿种质资源的抗旱性利用隶属函数法进行了综合评价。当然,各种方法仅仅是一种手段,其目的是对紫花苜蓿抗旱性做出客观的评价,在实际评价过程中应取长补短。李源等^[54]在日光温室模拟干旱胁迫条件下,通过测定存活率、株高、地上生物量、地下生物量、根冠比、根系长度等形态指标,比较聚类分析法、抗旱性等级评价赋分法和标准差系数赋予权重法 3 种综合评价方法的差异,发现标准差系数赋予权重法比前 2 种方法所得的抗旱性评价结果更具科学合理性。

综上所述,在评价紫花苜蓿耐盐、抗旱性时可以考虑遵循以下原则:评价时间最好选在苗期进行,指标应选择具有代表性的农艺学指标和一些与耐盐抗旱性密切相关,且便于测定的生理指标,通过适宜的数学统计方法得出综合结论,这样既能充分照顾到不同品种间抗逆机制的差异,也可有效避免单一指标(特别是生理指标)导致评价结果的偏差。

4 结语

由于紫花苜蓿在世界各国畜牧业中有着非常重

要的地位,有关其耐盐和抗旱生理的研究一直以来都是牧草学研究的热点之一。近年来,国内外学者在该领域做了大量的研究工作,初步查清了紫花苜蓿响应盐和干旱胁迫时的生理机制;并在此基础上利用与苜蓿耐盐性或抗旱性密切相关的生理学或农艺学指标对不同品种的抗逆性进行评价,筛选出一大批具有较强耐盐性或抗旱性的优良种植资源。然而,相对其他栽培作物而言,紫花苜蓿耐盐和抗旱的深层机制及其调控途径的研究还较为薄弱,未来还需进一步探究,这将为通过生理育种手段培育高产、抗逆的新品种提供理论依据;此外,在系统明晰紫花苜蓿耐盐抗旱机制的基础上,深入挖掘参与其响应干旱或高盐环境过程的重要主效基因及其上游调控因子,对于通过生物技术手段提高紫花苜蓿的耐盐性和抗旱性具有十分重要的意义。

参考文献

- [1] 包爱科,王强龙,张金林,等. 苜蓿基因工程研究进展[J]. 分子植物育种,2007,5(6S):160-168.
- [2] Bao A K, Guo Z G, Zhang H F, *et al.* A procedure for assessing the salt tolerance of lucerne (*Medicago sativa* L.) cultivar seedlings by combining agronomic and physiological indicators [J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2009, 52(4):435-442.
- [3] Delauney A J, Verma D P S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants [J]. *Plant Journal*, 1993, 4: 215-223.
- [4] Hmida S A, Gargouri B R, Bidani A, *et al.* Overexpression of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers salt tolerance in transgenic potato plants [J]. *Plant Science*, 2005, 169: 746-752.
- [5] Winicov I, Seemann J R. Expression of genes for photosynthesis and the relationship to salt tolerance of alfalfa (*Medicago sativa*) cells [J]. *Plant & Cell Physiology*, 1990, 31:1155-1161.
- [6] Chandhard M T, Wainwright S J, Merrett M J. Comparative NaCl tolerance of lucerne plant regenerated from salt-selected suspension cultures [J]. *Plant Science*, 1996, 114:221-232.
- [7] 杨跃霞,刘大林,韩建国,等. 外源 ABA 对 NaCl 胁迫下紫花苜蓿矿质元素和脯氨酸含量的影响[J]. 草业科

- 学, 2010, 27(5): 57-61.
- [8] 桂枝, 高建明. 盐胁迫对 6 个苜蓿品种脯氨酸含量和超氧化物歧化酶活性的影响[J]. 天津农学院学报, 2007, 14(4): 18-21.
- [9] 桂枝, 高建明, 袁庆华. 6 个紫花苜蓿品种的耐盐性研究[J]. 华北农学报, 2008, 23(1): 133-137.
- [10] 李源, 刘贵波, 高洪文, 等. 紫花苜蓿种质耐盐性综合评价及盐胁迫下的生理反应[J]. 草业学报, 2010, 19(4): 79-86.
- [11] 王玉祥, 张博, 王涛. 盐胁迫对苜蓿叶绿素、甜菜碱含量和细胞膜透性的影响[J]. 草业科学, 2009, 26(3): 53-56.
- [12] Noble C L, Rogers M E. Arguments for the use of physiological criteria for improving the salt tolerance in crops [J]. Plant and Soil, 1992, 146: 99-107.
- [13] Noble C L, Halloran G M, West D W. Identification and selection for salt tolerance in lucerne (*Medicago sativa* L.) [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1984, 35: 239-252.
- [14] Boughanmi N, Michonneau P, Daghfous D, et al. Adaptation of *Medicago sativa* cv. Gabès to long-term NaCl stress [J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2005, 168: 262-268.
- [15] del Rio L A, Corpas F J, Sandalio L M, et al. Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 1255-1272.
- [16] 金兰, 罗桂花. 盐胁迫对紫花苜蓿 SOD、丙二醛及 SOD 同工酶的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2004(5): 15-16.
- [17] Greenway H, Munns R. Mechanisms of salt tolerance in non-halophytes [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1980, 31: 149-190.
- [18] Winicov I, Bastola D R. Salt tolerance in crop plants: new approaches through tissue culture and gene regulation [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 1997, 19: 435-449.
- [19] 张丽辉, 赵骥民. Na₂CO₃ 胁迫下不同 PGPR 对紫花苜蓿幼苗生理的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(32): 18045-18047.
- [20] 李波, 贾秀峰, 白庆武, 等. 干旱胁迫对苜蓿脯氨酸累积的影响[J]. 植物研究, 2003, 23(2): 189-191.
- [21] 田福平, 王锁民, 郭正刚, 等. 紫花苜蓿脯氨酸含量和含水量、单株干质量与抗旱性的相关性研究[J]. 草业科学, 2004, 21(1): 3-6.
- [22] 翁森红, 赵来喜. 干旱处理下豆科牧草在三个生长期游离脯氨酸积累动态[J]. 四川草原, 1997(3): 20-23.
- [23] Irigoyen J J, Einerich D W, Sánchez-Díaz M. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants [J]. Physiologia Plantarum, 1992, 84: 55-60.
- [24] 赵金梅, 周禾, 王秀艳. 水分胁迫下苜蓿品种抗旱生理生化指标变化及其相互关系[J]. 草地学报, 2005, 13(3): 184-189.
- [25] Kidambi S P, Matches A G, Bolger T P. Mineral concentrations in alfalfa and sainfoin as influenced by soil moisture level [J]. Agronomy Journal, 1990, 82: 229-236.
- [26] 田福平, 陈子萱, 张自和, 等. 紫花苜蓿体内钾的积累与抗旱性的研究[J]. 四川草原, 2006(1): 19-22.
- [27] 韩瑞宏. 苗期紫花苜蓿对干旱胁迫的适应机制[J]. 草地学报, 2006, 14(4): 393-394.
- [28] 刘建新, 王鑫, 王凤琴. 水分胁迫对苜蓿幼苗渗透调节物质积累和保护酶活性的影响[J]. 草业科学, 2005, 22(3): 18-21.
- [29] 沈艳, 兰剑. 干旱胁迫下苜蓿抗旱性参数动态研究[J]. 农业科学研究, 2006, 27(3): 21-23, 30.
- [30] 周瑞莲, 张承烈, 金巨合. 水分胁迫下紫花苜蓿叶片含水量、质膜透性、SOD、CAT 活性变化与抗旱性关系研究[J]. 中国草地, 1991(2): 20-24.
- [31] 周瑞莲, 张承烈. PEG 渗透胁迫对不同抗旱性紫花苜蓿品种过氧化物酶和过氧化氢酶同工酶的影响[J]. 中国草地, 1991(5): 21-25.
- [32] 杨青川, 耿华珠, 郝吉国. 紫花苜蓿、扁蓿豆 POD 同工酶的测定[J]. 中国草地, 1994(2): 53-56.
- [33] Murata Y, Iyama J, Honma T. Studies on the photosynthesis of forage crops; the influence of soil moisture content on the photosynthesis and respiration of seedlings in various forage crops [J]. Proceedings of the Crop Science Society of Japan, 1966, 34: 385-390.
- [34] 刘玉华, 贾志宽, 史纪安, 等. 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化[J]. 生态学报, 2006, 26(5): 1468-1477.
- [35] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 等. 紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 对干旱胁迫的光合生理响应[J]. 生态学报, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [36] Zhang J, Davies W J. Changes in the concentration of

- ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1990, 13: 277-285.
- [37] 张志胜,赵世绪. 苜蓿抗性愈伤组织抗旱机理的初步研究[J]. 华南农业大学学报, 1993, 14(1): 60-64.
- [38] Ivanova A, Djilianov D, van Onckelen H, *et al.* Abscisic acid changes in osmotic stressed leaves of alfalfa genotypes varying in drought tolerance [J]. *Plant Physiology*, 1997, 150: 224-227.
- [39] 韩瑞宏,张亚光,田华,等. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片几种内源激素的变化[J]. 华北农学报, 2008, 23(3): 81-84.
- [40] Bernstein L, Hayward H E. Physiology of salt tolerance [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1958 (9): 25-46.
- [41] Al-Khatib M M, McNeilly T, Collins J C. Between and within cultivar variability in salt tolerance in lucerne (*Medicago sativa* L.) [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1994, 41: 159-164.
- [42] Rumbaugh M D, Pendery B M. Germination salt resistance of alfalfa (*Medicago sativa* L.) germplasm in relation to subspecies and centers of diversity [J]. *Plant and Soil*, 1990, 124: 47-51.
- [43] 刘卓,徐安凯,王志锋. 13个苜蓿品种耐盐性的鉴定[J]. 草业科学, 2008, 25(6): 51-55.
- [44] Suyama H, Benes S E, Robinson P H, *et al.* Forage yield and quality under irrigation with saline-sodic drainage water: Greenhouse evaluation [J]. *Agricultural Water Management*, 2006, 88: 159-172.
- [45] 毕云霞,许金新,张利军. 苜蓿品种苗期耐盐性的研究[J]. 草业与畜牧, 2010(8): 11-13.
- [46] 田瑞娟,杨静慧,梁国鲁,等. 不同品种紫花苜蓿耐盐性研究[J]. 西南农业大学学报(自然科学版), 2006, 28(6): 933-936.
- [47] Rejili M, Telahigue D, Lachiheb B, *et al.* Impact of gamma radiation and salinity on growth and K^+/Na^+ balance in two populations of *Medicago sativa* (L.) cultivar Gabès [J]. *Progress in Natural Science*, 2008, 18: 1095-1105.
- [48] 李源,刘贵波,高洪文,等. 苗期干旱胁迫对苜蓿种质生长特性的影响[J]. 河北农业科学, 2010, 14(7): 1-4, 41.
- [49] 刘卓,王志锋,耿慧,等. 15个紫花苜蓿品种抗旱性评价[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(35): 17442-17444.
- [50] 余玲,王彦荣, Trevor G T, 等. 紫花苜蓿不同品种对干旱胁迫的生理响应[J]. 草业学报, 2006, 15(3): 75-85.
- [51] 陶玲. 甘肃省紫花苜蓿地方类型抗旱等级分类的研究[J]. 草业科学, 1998, 15(6): 7-10.
- [52] 宋淑明. 甘肃省紫花苜蓿地方类型抗旱性的综合评判[J]. 草业学报, 1998, 7(2): 74-80.
- [53] 韩瑞宏,卢欣石,高桂娟,等. 紫花苜蓿抗旱性主成分及隶属函数分析[J]. 草地学报, 2006, 14(2): 142-146.
- [54] 李源,刘贵波,高洪文,等. 紫花苜蓿种质苗期抗旱性综合评价研究[J]. 草地学报, 2009, 17(6): 807-812.

Advances on physiological mechanisms of alfalfa resistant to salt and drought

BAO Ai-ke, DU Bao-qiang, WANG Suo-min

(College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University,
Gansu Lanzhou 730020, China)

Abstract: Alfalfa acts the very important roles in the agriculture, animal husbandry, and the ecological construction in the arid and semi-arid areas of northwest China. To provide the references for improving the salt and drought tolerance of alfalfa, this paper reviewed the recent results involving the physiological mechanisms of alfalfa resistant to salt and drought, and the assessment of its salt and drought tolerance.

Key words: alfalfa; salt tolerance; drought tolerance